植 物 分 类 学 报 37(4):386～393(1999)
Acta Phytotaxonomica Sinica

小麦族下 *Hystrix longearistata* 和 *Hystrix duthiei* 的生物系统学研究*

周永红 杨俊良 颜 济 郑有良
(四川农业大学小麦研究所 都江堰市 611830)

Biosystematic studies on *Hystrix longearistata* from Japan and *Hystrix duthiei* from China (Poaceae: Triticeae)

ZHOU Yong-Hong YANG Jun-Liang YAN Ji ZHENG You-Liang
(*Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University*, Dujiangyan 611830, Sichuan)

Abstract Morphological comparison, cytogenetic study and fertility analysis of *Hystrix duthiei* (2n=28) from China, *Hystrix longearistata* (2n=28) from Japan and their artificial hybrids were carried out. Morphologically *H. duthiei* was similar to *H. longearistata*. *H. longearistata* had longer lemma awn, wider leaf and 2～3 florets per spikelet, while *H. duthiei* had 1～2 florets per spikelet. These two taxa can be easily crossed. F_1 hybrids showed very high degree of bivalent pairing (13～14 bivalents) at the metaphase-Ⅰ of meiosis. No multivalents were found. The fertility of pollen and seed set of the parents were normal, while the F_1 hybrids were of only partial fertility. *H. longearistata* was closely related to *H. duthiei*. They should be included in the same species. Because of the differences of their distributions and habitats, some morphological divergency and a little sterility barrier have had appeared between them. It is reasonable to treat *Hystrix longearistata* as a subspecies of *Hystrix duthiei*.

Key words *Hystrix duthiei*; *Hystrix longearistata*; Interspecific hybrids; Biosystematcs; Chromosome pairing; Fertility

摘要 对 *Hystrix duthiei*、*H. longearistata* 和它们的人工种间杂种花粉母细胞减数分裂染色体配对行为、繁育特征和形态特征进行了比较分析,结果表明:(1)这两个分类单位形态差异较小,*H. longearistata* 的外稃芒较长,叶片较宽,每小穗具2～3个小花;*H. duthiei* 的外稃芒较短,叶片较窄,每小穗具1～2个小花。(2)它们很容易杂交,杂种 F_1 染色体配对频率很高,为13～14个二价体。(3)亲本种花粉育性和结实性正常,杂种 F_1 花粉育性较低,结实性较差。(4) *H. longearistata* 和 *H. duthiei* 亲缘关系很近,是同一物种。由于地理分布和生境的差异,使它们在形态上开始分异,并出现一定程度的生殖隔离。把 *H. longearistata* 处理为 *Hystrix duthiei* 的一亚种是合理的。

关键词 猬草;长芒猬草;种间杂种;生物系统学;染色体配对;繁育性

猬草属 *Hystrix* Moench 是禾本科 Poaceae 小麦族 Triticeae 中一多年生小属,其典型特征是具有强烈退化的颖或无颖。自 Moench 1794 年以 *Hystrix patula* 为模式建立 *Hystrix* 以来,该属报道约有 11 余种 (Osada, 1989; Bor, 1960; Pilger, 1954; Hitchcock, 1951)。然而,目前关于 *Hystrix* 属的地位和它属内等级的划分存在较大的分歧。有些学者认为这些物种应放在 *Hystrix* 内(Baden *et al*., 1997; Kuo, 1987; Sakamoto, 1973)或

* 1998-10-18 收稿,1999-03-11 收修改稿。

Asperella 内(Koyama, 1987; Baum, 1983; Keng, 1959; Ohwi, 1941)，另外一些学者把这些物种作为广义披碱草属 *Elymus s. lat.* 的一部分处理(Löve, 1984; Dewey, 1984)。

Hystrix duthiei (Stapf) Bor 和 *Hystrix longearistata* (Hackel) Honda 是猬草属中 2 个四倍体物种(2n = 4x = 28)，植株外形非常相似。因此，Koyama (1987)把 *H. longearistata* 处理为 *H. duthiei* 的异名；Baden *et al*. (1997)从形态特征分析，把 *H. longearistata* 处理为 *H. duthiei* ssp. *longearistata*。为了研究这两个分类单位的亲缘关系，本文进行了它们之间的人工杂交，研究亲本和杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期染色体配对行为和繁育特性，并对它们的形态特征、地理分布和生境进行了比较分析。

1　材料和方法

1.1　材料

H. duthiei 采集于四川崇州市九龙沟和汶川县卧龙，*H. longearistata* 采于日本东京。栽种于四川农业大学小麦研究所多年生种质圃。

1.2　方法

1.2.1　种间杂交　母本小花人工去雄，套以玻璃纸袋，当柱头张开后，授与父本新鲜花粉，套袋隔离。成熟时收获杂交种，统计杂交结实率。播种期将杂种种子在培养皿中 25℃ 恒温发芽，后移栽于盆中。

1.2.2　染色体配对分析　杂种及亲本孕穗期取减数分裂盛期的幼穗，用卡诺氏Ⅱ(乙醇:氯仿:冰醋酸 = 6:3:1)固定，24 h 后转入 75% 酒精，贮藏于 4℃ 冰箱中备用。醋酸洋红染色，压片观察并统计杂种 F_1 及亲本花粉母细胞减数分裂中期Ⅰ染色体配对行为。C-值(平均染色体臂配对频率 The mean arm pairing frequency)的计算按 Kimber & Alonso (1981)的方法。

1.2.3　形态比较　对亲本和杂种 F_1 的 20 个形状进行观察、测定、计算平均值。

1.2.4　育性检测　亲本及杂种 F_1 的花粉粒用碘-碘化钾饱和溶液染色，统计可育性，并统计亲本及杂种的结实率。

杂种及凭证标本存于四川农业大学小麦研究所标本室(SAUTI)。

2　结果与分析

2.1　种间杂交

以 *H. duthiei* 和 *H. longearistata* 为父母本进行人工杂交，杂交结果列于表 1 中。*H. duthiei* × *H. longearistata* 和 *H. longearistata* × *H. duthiei* 的杂交结实率分别为 83.33% 和 72.92%。杂种种子发育良好，几乎都能发芽形成长势良好的植株。总共得到 52 株杂种植株，以后均能抽穗成熟。

2.2　形态特征

测定亲本和杂种 F_1 的 20 个形态特征，结果列于表 2。*H. duthiei* 比 *H. longearistata* 的植株高，而 *H. longearistata* 比 *H. duthiei* 的叶宽大；*H. duthiei* 每小穗有 1～2 个小花，而 *H. longearistata* 每小穗具 2～3 个小花；*H. duthiei* 无颖，*H. longearistata* 具 0.5～1 mm 小芒状颖或者无颖；在顶节间、穗轴节、外稃、外稃芒、内稃和花药的长度上，*H.*

longearistata 都比 *H. duthiei* 大。杂种 F_1 在许多形态性状上趋于两亲本之间的中间类型(表 2.图 1:A,B)。

2.3 减数分裂中期 I 染色体配对

亲本和杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对结果列于表 3。亲本和杂种的染色体配对正常,具高频率的环状二价体(图 2:A~D)。*H. duthiei* × *H. longearistata* 杂种中平均具有 13.98 Ⅱ 和 0.04 Ⅰ(图 2:C),而在 *H. longearistata* × *H. duthiei* 中具有 14.00 个二价体(图 2:D)。两个组合中均未观察到多价体的存在。在 *H. duthiei* × *H. longearistata* 和 *H. longearistata* × *H. duthiei* 中,平均每细胞交叉数分别为 27.30 和 27.63,C-值分别为 0.98 和 0.99。偶尔可观察到四分体中的微核。

2.4 花粉育性

亲本和杂种 F_1 的花粉粒育性结果见表 4。亲本的花粉育性和结实率正常。杂种 F_1 的花粉粒仅部分可育,*H. duthiei* × *H. longearistata* 的花粉育性为 24.80%,而 *H. longearistata* × *H. duthiei* 的育性为 9.74%。F_1 杂种的结实率较低,分别为 10.85% 和 7.53%。

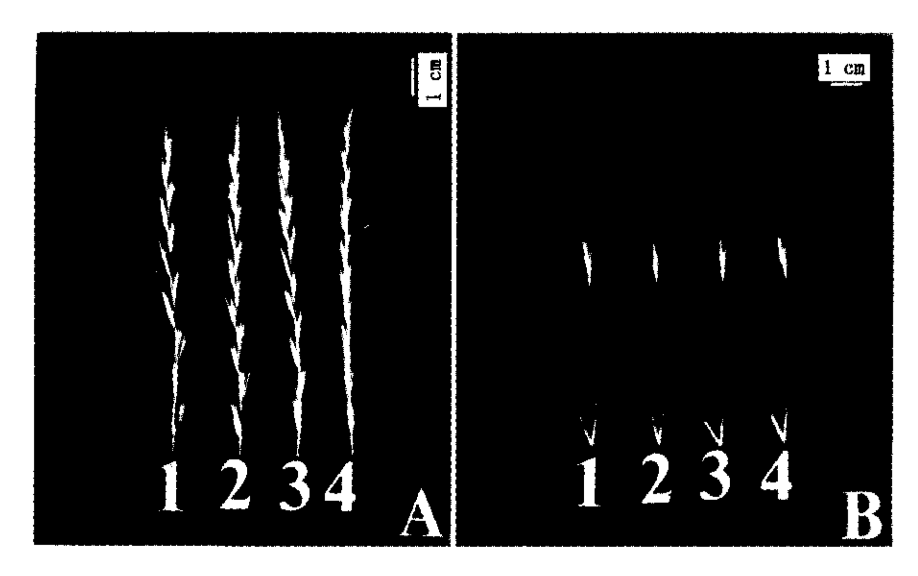


图 1 亲本及杂种的穗部形态

Fig. 1 Spikes of *H. duthiei*, *H. longearistata* and their F_1 hybrids A. Spikes; B. Spikelet, lemma and palea
1. *H. duthiei* (Jiulonggou); 2. *H. duthiei* (Jiulonggou) × *H. longearistata*;
3. *H. longearistata* × *H. duthiei* (Wolong); 4. *H. longearistata*

表 1 杂交结果

Table 1 Results of crosses

杂交组合 Combinations	授粉小花数 No. of pollinated florets	杂交结实率 Seed set No.	%	发芽率 Germination(%)	杂种植株数 Plant obtained
H. duthiei (Jiulonggou) × *H. longearistata*	24	20	83.33	95.00	19
H. longearistata × *H. duthiei* (Wolong)	48	35	72.92	94.29	33

表 2　*H. duthiei*，*H. longearistata* 和杂种 F_1 的形态特征比较

Table 2　Comparison of morphological characters among *H. duthiei*, *H. longearistata* and their F_1 hybrids

特征 Characters	*H. duthiei* (Jiulonggou)	*H. duthiei* (Wolong)	*H. longearistata*	*H. duthiei* (Jiulonggou) × *H. longearistata*	*H. longearistata* × *H. duthiei* (Wolong)
株高 Height(cm)	80.71±22.15	78.25±18.17	71.79±11.97	84.93±10.35	72.63±10.90
穗长 Length of spike(cm)	15.72±1.13	15.67±1.67	15.50±1.66	15.34±1.78	14.78±2.25
顶节长 Length of top internode(cm)	18.05±6.07	17.96±4.18	24.77±4.36	23.80±2.40	23.80±3.21
旗叶长 Length of flag leaf (cm)	15.96±3.47	15.74±2.85	16.80±2.25	16.08±2.68	16.31±3.25
旗叶宽 Width of flag leaf (cm)	1.64±0.31	1.60±0.31	1.94±0.31	1.82±0.31	1.87±0.28
叶长 Length of leaf(cm)	19.42±3.01	19.07±2.02	18.89±1.98	18.86±2.48	17.22±1.99
叶宽 Width of leaf(cm)	1.79±0.28	1.71±0.26	2.14±0.22	1.98±0.31	1.74±0.31
穗节长 Length of rachis node (cm)	0.80±0.18	0.87±0.25	1.24±0.26	0.92±0.28	1.05±0.27
每小穗小花数 No. of florets per spikelet	1.75±0.45	1.75±0.60	2.18±0.60	1.76±0.44	1.76±0.44
颖 Glume	none	none	none or 0.5～1mm throne	none	none
外稃长 Length of lemma (cm)	1.05±0.05	1.04±0.07	1.15±0.08	1.33±0.07	1.33±0.07
外稃芒长 Length of lemma awn (cm)	2.45±0.27	2.57±0.32	3.05±0.40	2.42±0.17	2.73±0.37
内稃长 Length of palea (cm)	0.98±0.04	0.96±0.03	1.05±0.07	1.05±0.04	1.03±0.03
花药长 Length of anther (cm)	0.54±0.03	0.52±0.05	0.62±0.05	0.56±0.03	0.51±0.06
穗轴毛 Hairs on rachis	+	+	+	+	+
浆片毛 Hairs of callus	+	+	+	+	+
基盘毛 Hairs of lodicule	+	+	+	+	+
雌蕊毛 Hairs on pistil	+	+	+	+	+
外稃毛 Hairs on lemma	+	+	+	+	+
花药颜色 Color of anther	yellow	yellow	yellow	yellow	yellow

Note：+．有毛 Hairy

表3 H. duthiei, H. longearistata 和杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期Ⅰ的染色体配对
Table 3 Chromosome pairing at MⅠ of PMCs in *H. duthiei*, *H. longearistata* and their F_1 hybrids

亲本和杂交组合 Parents and Combinations	2n	观察细胞数 No. of cells observed	染色体配对 Chromosome pairing Ⅰ	Ⅱ Total	Ⅱ Rods	Ⅱ Rings	每细胞交叉数 Chiasma per cell	C-值 C-value
H. duthiei			-	14.00	0.30	13.70	27.70	0.99
(Jiulonggou)	28	50	-	(14)	(0~2)	(12~14)	(26~28)	
H. duthiei			-	14.00	0.22	13.78	27.78	0.99
(Wolong)	28	50	-	(14)	(0~2)	(12~14)	(26~28)	
H. longearistata			-	14.00	0.30	13.70	27.70	0.99
	28	50	-	(14)	(0~2)	(12~14)	(26~28)	
H. duthiei (Jiulonggou)			0.04	13.98	0.66	13.32	27.30	0.98
× *H. longearistata*	28	50	(0~2)	(13~14)	(0~3)	(11~14)	(25~28)	
H. longearistata			-	14.00	0.37	13.63	27.63	0.99
× *H. duthiei* (Wolong)	28	63	-	(14)	(0~2)	(12~14)	(26~28)	

表4 H. duthiei, H. longearistata 和杂种 F_1 的花粉育性和结实率
Table 4 Pollen fertility and seed set in *H. duthiei*, *H. longearistata* and their F_1 hybrids

亲本和杂种 Parents and hybrids	观察花粉粒数目 No. of pollen grains observed	花粉育性 Pollen fertility No.	%	观察小花数目 No. of florets	结实率 Seed set No.	%
H. duthiei (Jiulonggou)	756	687	90.87	174	147	84.48
H. duthiei (Wolong)	633	578	91.31	112	96	85.74
H. longearistata	956	837	87.55	150	125	83.33
H. duthiei (Jiulonggou) × *H. longearistata*	742	184	24.80	258	28	10.85
H. longearistata × *H. duthiei* (Wolong)	493	48	9.74	146	11	7.53

2.5 生境及分布

H. duthiei 生长在山谷森林下，海拔 600～2000 m 左右。呈间断分布，分布于包括印度北部、尼泊尔西部和中国西南部的喜马拉雅地区，在中国中部到东部有少量分布，朝鲜也有分布。而 *H. longearistata* 长于阴湿的山林和沿河的灌丛中，海拔 700～1100 m 左右。特产于日本，从九州到北海道都有分布(图3)。

3 讨 论

H. longearistata 与 *H. duthiei* 在形态上极其相似，Koyama (1987)和 Baden *et al*. (1997) 把它们作为同一物种处理。20个形态特征的比较表明它们的差异较小，主要表现在叶宽、外稃芒长和每小穗小花数目有变化。因此，把它们作为同一物种处理是合理的。

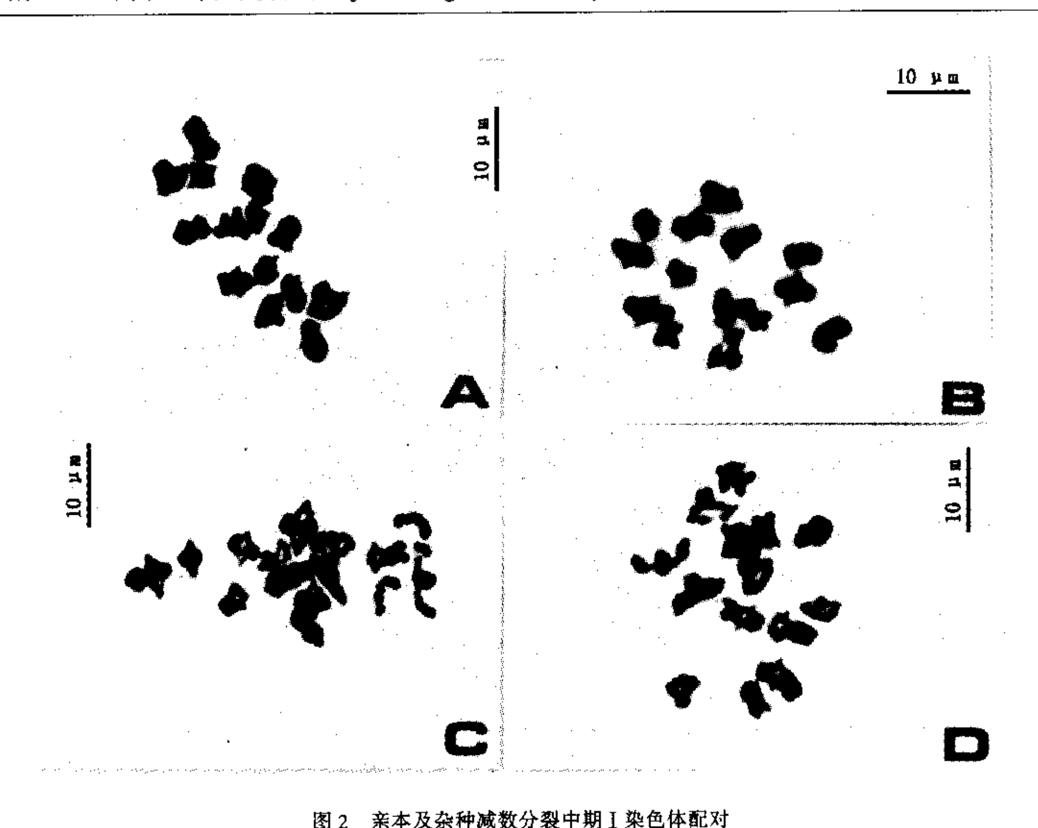


图 2　亲本及杂种减数分裂中期 I 染色体配对

Fig. 2　Chromosome pairing at M I of PMCs in the parents and their F_1 hybrids

A: *H. duthiei* (Jiulonggou) with 14 bivalents; B: *H. longearistata* with 14 bivalents; C: *H. duthiei* × *H. longearistata* with 2 univalents and 13 bivalents; D: *H. longearistata* × *H. duthiei* with 14 bivalents.

在种间杂种的研究上，有些学者(Dewey, 1984; Kimber, 1983; Sakamoto, 1966; Kihara, 1930)认为，杂种 F_1 减数分裂中期 I 染色体的配对行为可作为染色体同源和属、种进化关系的一个指标，高频率的染色体配对能表明两亲本有相当近的亲缘关系。本研究中，*H. duthiei* 和 *H. longearistata* 之间容易杂交，杂种种子发育良好。杂种 F_1 减数分裂中期 I 具有非常高的二价体配对频率（13.94 和 14.00），结果表明，*H. longearistata* 的两个染色体组与 *H. duthiei* 的两个染色体组同源性极高，它们的亲缘关系很近。但是它们的杂种 F_1 花粉育性为 9.74% 和 24.80%，结实率为 7.50% 和 10.85%，这可能说明这两个分类群之间存在着重要的遗传分化，以致出现一定程度的配对后隔离（Postmating isolation)的现象。这可能是由于这两个类群在其进化过程中，长时间的地理隔离所致。它们是不同的地理宗，在分类学上可作为亚种处理。

猬草（中国主要植物图说－禾本科）

Hystrix duthiei (Stapf) Bor, Indian Forester 66: 544. 1940. ——*Asperella duthiei* Stapf ex Hooker f. Fl. Brit. Ind. 7: 375. 1896. ——*Elymus duthiei* (Stapf) A. Löve, Feddes Repert. 95: 465. 1984. ——*Hystrix duthiei* (Stapf) Keng, Sinensia. 11: 411. 1940. TYPE: China. Sichuan(四川), Wenchuan(汶川县), J. L. Yang & J. Yan(杨俊良、颜济) 83056[SAUTI(四川农业大学小麦研究所标本室)]。

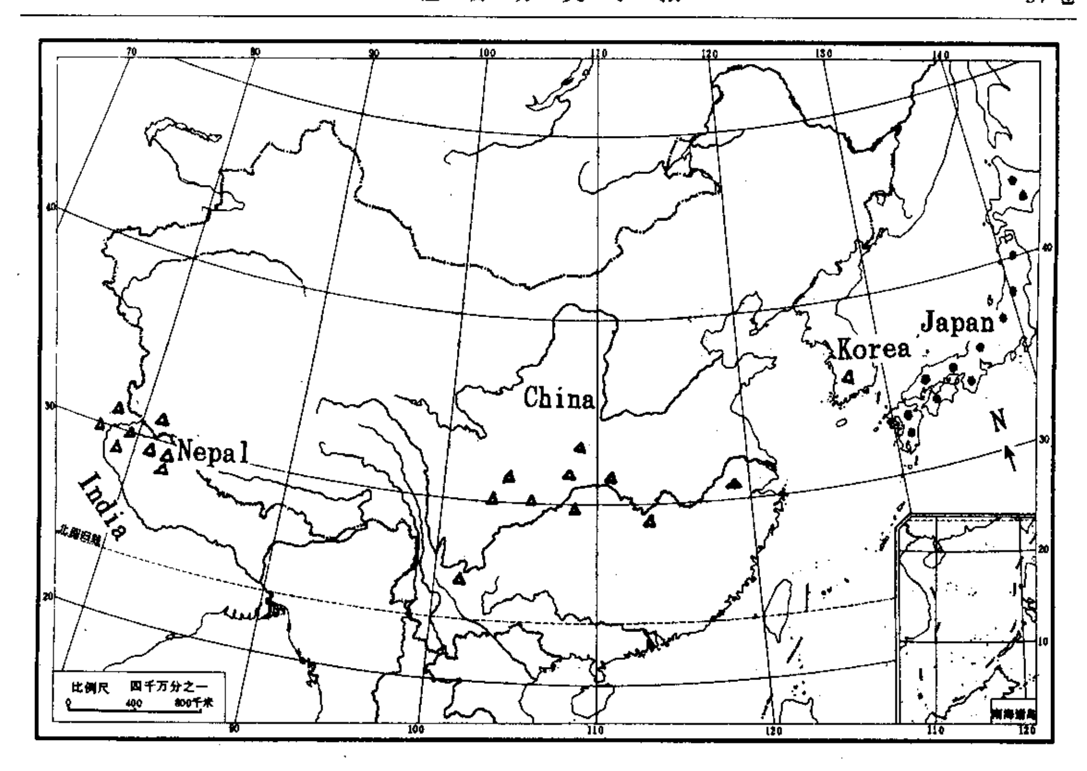


图3 *Hystrix duthiei* 和 *H. longearistata* 的地理分布
Fig.3 Geographic distributions of *H. duthiei* and *H. longearistata* (●: *H. longearistata*. △: *H. duthiei*)

猬草(原亚种)

ssp. ***duthiei***

长芒猬草(新拟)

ssp. ***longearistata*** (Hackel) Baden, Fred. & Seberg, Nord. J. Bot. 17: 461.1997. ——*Asperella sibirica* (Trautv.) Kuntze var. *longearistata* Hackel, Bull. Herb. Boiss. 2 Ser., 4: 525. 1904. —— *Elymus asiaticus* A. Löve ssp. *longearistatus* (Hackel) A. Löve, Feddes Repert. 95: 465. 1984. ——*Asperlla longearistata* (Hackel) Ohwi, Act. Phytotax. Geobot. 10: 103. 1941. ——*Hystrix longearistata* (Hackel) Honda, Journ. Fac. Sci. Uni. Tokyo 3, 3(1): 14.1934. TYPE: Japan. Kyoto(京都市),板本宁男[SAUTI(四川农业大学小麦研究所标本室)]。

参 考 文 献

Baden C, Frederiksen S, Seberg O, 1997. A taxonomic revision of the genus *Hystrix* (Triticeae, Poaceae). Nord J Bot, 17: 449~467

Baum B R, 1983. A phylogenetic analysis of the tribe Triticeae (Poaceae) based on morphological characters of the genera. Can J Bot, 61: 518~535

Bor N L, 1960. The Grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan. New York: Pergamon Press. 677

Dewey D R, 1984. The genome system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. In: Gustafson J P ed. Gene Manipulation in Plant Improvement. New York: Plenum. 209~280

Hitchcock A S, 1951. Manual of the Grasses of the United States (2nd edition revised by Agnes Chase). Washington D C: USDA Misc Publ 200 U S Gov't Print ing Offica

Keng Y-L (耿以礼), 1959. Flora Illustralis Plantarum Primarum Sinicarum (Gramineae). Beijing: Science Press. 444～446

Kihara H, 1930. Genome analysis of *Triticum* and *Aegilops*. Cytologia, 1: 263～270

Kimber G, 1981. Genome analysis in the genus *Triticum*. In: Sakamoto S ed. Proceedings of the 6th International Wheat Genetics Symposium, Kyoto, Japan. Kyoto: Kyoto University Press. 23～28

Kimber G, Alonso L G, 1981. The analysis of meiosis in hybrids. Ⅲ. Tetraploid hybrids. Can J Genet Cytol, 23: 235～254

Koyama T, 1987. Grasses of Japan and Its Neighboring Regions, An Identification Manual. Tokyo: Kodansa. 53～57

Kuo P-C(郭本兆), 1987. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Vol 9(3). Beijing: Science Press. 34～37

Löve A, 1984. Conspectus of the Triticeae. Feddes Repert, 95: 425～521

Ohwi J, 1941. Gramina Japonica Ⅰ. Acta Phytotax et Geobot, 10(2): 98～105

Osada T, 1989. Illustrated Grasses of Japan. Tokyo: Heibonsha

Pilger R, 1954. Das System der Gramineae. Bot Jahrb Syst, 76: 281～284

Sakamoto S, 1966. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. Ⅳ. Natural Hybridization among Japanese *Agropyron* species. Jap J Genet, 41 (3): 189～201

Sakamoto S, 1973. Patterns of phylogenetic differentiation in the tribe Triticeae. Seiken Ziho, 24: 11～31